nating behaviour on its part might affect food availability for perhaps especially the young of *A. sylvaticus.*

Environmental conditions which cause an out-break of *A. flavicollis* might include weather and food. The 1970–71 and 1971–72 winters were both mild, although there was much snow in November, 1971 and low temperatures in March, 1971 and January, 1972. There was no authoritative registration of the acorn and beech-mast productions for the autumns 1970—72, but personal observations agreed with those of foresters that there was a peak production in 1971 and a low in 1972. The cone production of spruce was locally abundant in 1971 (SIMAK, ANDERSSON 1971) and there is a positive correlation of the production of spruce and beech (HANSSON 1971).

HANSSON (1971) showed that in an area where there were no *A. flavicollis* present, a good beech-mast crop resulted in an increase in the *A. sylvaticus* population during the same autumn and the following year. In an area where *A. flavicollis* was also present, there was an increase in the *A. sylvaticus* population the same autumn whereas only *A. flavicollis* increased the following year. In forests where the species *A. sylvaticus* was not present, the number of *A. flavicollis* increased during the year after a peak beech-mast or acorn crop (GRODZINSKI et al. 1966; BOBEK 1971). The more rapid reactions of *A. sylvaticus* might be due to invasions from fields and perhaps also to a higher turnover rate. It thus appears that a peak tree seed crop causes increases in the populations of small granivorous rodents. For populations of *A. sylvaticus,* the increase may occur both during the same year and the next year, and for *A. flavicollis,* just the next year. If, however, *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* are both present, the former will suppress the nextyear increase in the latter.

Similar conditions have been observed for *Microtus oeconomus* (Pall.) and *M. agrestis* (L.) where the subordinate species was driven out from grasslands (TAST 1968).

Acknowledgements

We are very grateful to Professor PER BRINCK, Zoological Institute, Lund, for working facilities at the Stensoffa Ecological Station. The work was supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council and the Nordic Council for Terrestrial Ecology.

Summary

During the occurrence of a peak number of *Apodemus flavicollis* there was a pronounced decrease in the number of *Apodemus sylvaticus* in forest habitats while it remained normal in field habitats. In the autumn population of *A. sylvaticus* there was a low number of subadults and with low body weights, in areas where this species shared habitats with *A. flavicollis.* This evidence of a low and poor summer recruitment was supported by a low population pressure in *A. sylvaticus* during the summer. Distinct borders for the distribution of *A. sylvaticus* further indicated that the presence of *A. flavicollis* affected the number and distribution of *A. sylvaticus.*

It appears that peak crops of beech-mast or acorn are generally followed by large forest populations of *Apodemus* spp., but that *A. flavicollis* will suppress the nextyear increase of *A. sylvaticus* when both are present.

Zusammenfassung

Variabilität in Zahl und Verteilung von Apodemus flavicollis (Melch.) und A. sylvaticus (L.) in Süd-Schweden

Bei hoher Dichte von Gelbhalsmäusen *(Apodemus flavicollis)* nahm die Zahl von Waldmäusen *(Apodemus sylvaticus)* im Waldbiotop ab, wogegen sie im Feldbiotop unverändert blieb. Die Herbstpopulation von Waldmäusen enthielt in Gebieten, in denen auch Gelbhalsmäuse vorkamen, nur wenige und kleinwüchsige Jungtiere. Gleichzeitig war der Populations-

druck von *A. sylvaticus* schwach. All dies spricht für eine nur schwache Vermehrung der Waldmaus im voraufgegangenen Sommer. In einem Fall hoher Dichte von Gelbhalsmäusen im Wald bildete der Waldrand eine scharfe Grenzlinie für das außerhalb des Waldes regelmäßige Auftreten von Waldmäusen. Dies spricht dafür, daß die Gegenwart von Gelbhalsmäusen das Vorkommen von Waldmäusen negativ beeinflußt.

Jahre reicher Eichel- oder Bucheckernmast haben gewöhnlich eine Zunahme von *Apodemus* im Wald zur Folge. Bei Vorkommen beider Arten werden jedoch nur die Gelbhalsmäuse häufiger, wogegen die Waldmäuse zurückgehen.

References

Bobek, B. (1971): Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest. Ann. Zool. Fennici 8, 137—144.

Grodzinski, W.; Gorecki, A.; Janas, K.; Migula, P. (1966): Effect of rodents on the primary productivity of alpine meadows in Bieszczady mountains. Acta theriol. **11**, 419—431.

Hansson, L. (1967): Population densities of small rodents in forest habitats in South Sweden in 1963—66. Acta Univ. Lund. Sect II, 12, 12 pp.

— (1968): Population densities of small mammals in open field habitats in South Sweden in 1964—67. Oikos 19, 53—60.

— (1971): Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. Oikos **22**, 183—198.

Hoffmeyer, I. (1973): Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. Oikos **24**, 108—116.

Myllymäki, A.; Paasikallio, A.; Pankakoski, E.; Kanervo, V. (1971): Removal experiments on small quadrats as a means of rapid assessment of the abundance of small mammals. Ann. Zool. Fennici 8, 177—185.

Sadleir R. M. F. S. (1965): The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner). J. Anim. Ecol. **34**, 331—352.

Simak, M.; Andersson, G. (1971): Kottförekomst och frövärde hos gran och tall insamlingssäsongen 1971—1972. Skogen **58**, 523—525.

Tast, J. (1968): Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L. von Linné) in northern Finland. Ann Acad. Sci. Fenn. Ser A VI Biol. 136, 1—23.

Watson, A.; Moss, R. (1970): Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. Brit. Ecol. Soc. Symp. 10, 167—220.

Authors' addresses: Inge Hoffmeyer, Zoological Laboratory, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark; Lennart Hansson, Institute of Forest Zoology, Skogshögskolan, Stockholm, Sweden

Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus,* (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft

II. Ökologie

Von Ursula Fiedler

Eingang des Ms. 1. 2. 1972

Einleitung

Unter den extremen Lebensbedingungen der Wüste zeigen die meisten dort lebenden Tiere spezielle Anpassungen. Durch Trockenheit und den damit verbundenen Wassermangel kommt es zu einer starken Reduktion der Pflanzenwelt; so weist beispielsweise ein Gebiet von 100 km² in der humiden Region 1000 bis 2000 Pflanzenarten auf, in der Sahara aber nur 150 Arten (Orenda 1958 zit. in Petter 1960). Während das äußerst geringe Nahrungsangebot extreme Ausnützung und Bevorratung bedingt, erfordert die außergewöhnliche klimatische Situation (untertags übermäßige Erhitzung des Bodens, in der Nacht durch rasches Abkühlen und extrem niedere Temperatur) eine zumindest teilweise Verlegung des Lebensraumes unter die Erdoberfläche. So wurden z. B. in Israel während eines Sommertages auf steinigem Boden Temperaturen bis zu 24,8° C (Lufttemperatur 18,5° C) registriert. Die relative Luftfeuchtigkeit während eines Julitages schwankt dort zwischen 30 % und 70 % (Bodenheimer 1935). Die Niederschlagsmengen sind im Sommer gering, im Winter hingegen relativ hoch und nehmen von Norden nach Westen gegen Süden und Osten hin ab (jährl. Niederschlagsmenge in Ober-Galilaea 1000 mm, im südl. Wadi Araba 25 mm, nach Zahavi und Wahrmann 1957). Dabei verhält sich die Verdunstungsrate verkehrt proportional zur jahreszeitlichen Niederschlagsmenge, d. h. sie erreicht ihren höchsten Wert im Sommer (500 mm) und ist im Winter mit 200 mm am geringsten (Bodenheimer 1935). Ein weiteres wichtiges Problem ist der relativ hohe Salzgehalt der Trockenböden und die Dünenbildung. Unter den Pflanzen finden sich daher entsprechende Anpassungstypen, wie Sukkulenten *(Zygophyllum, Salsola)* oder Xerophyten *(Heliotropium),* von denen nicht wenige zugleich auch Halophyten sind.

In Anpassung an diese Situation zeigen Kleinsäuger Änderungen im Aktivitätsrhythmus sowie eine Umstellung physiologischer Funktionen (Flüssigkeitsabscheidung!), die meist auch eine Veränderung anatomischer Merkmale mit sich bringen. Vor allem sei hier auf das Problem der Stoffwechselreduktion bei kleinen Homöothermen hingewiesen, das Lehmann (1956) ausführlich behandelt.

Aktivität

Starke Temperaturschwankungen bzw. Sonneneinstrahlung (Oberflächentemperatur) beschränken die Aktivität der Tiere auf jene Tageszeiten mit den günstigsten Temperaturverhältnissen. Da jedes Säugetier seine artlich oder rassisch festgelegte Vorzugstemperatur aufsucht, ergeben sich daraus Hinweise auf den bevorzugten Lebensraum

Z. Säugetierkunde 39 (1974) 24—41

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

(Herter 1952): sie beträgt bei *D. dasyurus* 27,95° C und *G. pyramidum* 33,35° C, entsprechend ihren Biotopen im Fels bzw. in der sandigen Ebene.

Einige Hinweise darauf, daß Gerbillinen eine Art „Sommerruhe", wie sie viele Wüstenbewohner in den Monaten größter Trockenheit zeigen, einhalten, konnte ich selber nicht mit Sicherheit feststellen, doch hat Petter (1960) Lethargieerscheinungen nach Temperaturstürzen bei Gerbillinen, die er in Europa in Gefangenschaft hielt, beobachtet. Immerhin scheint es aber so etwas wie ein unteres Limit der Aktivität zu geben, denn sobald die Zimmertemperatur unter 19° C sank, verfielen die Tiere alle in eine Art Starre, aus der sie bei Erwärmung innerhalb weniger Minuten wieder erwachten. Daß *Dipodillus* eher an einen kühleren Klimabereich angepaßt ist, möchte ich auch daraus entnehmen, daß die Tiere, die ich im Winter bei einer Zimmertemperatur von durchschnittlich 19° C hielt, nicht nur voll aktiv waren, sondern daß auch die Jugendentwicklung unter diesen Umständen vollständig normal verlief. Es ist aber wohl anzunehmen, daß die Temperatur in den Verstecken etwas höher war als die Zimmertemperatur, da die Tiere sich gegenseitig wärmen konnten. Um den Verlauf der Zucht nicht zu stören, konnte ich dort keine exakten Temperaturmessungen vornehmen.

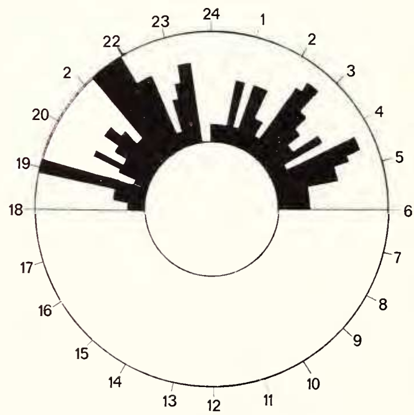


Abb. 1. Aktivität von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* im Verlauf von 24 Stunden. Beachte die deutlichen Aktivitätsmaxima um 2 und 5 Uhr morgens sowie die Ruhepausen zwischen 23 und 0 Uhr

Wie viele vorwiegend dunkelaktive Tiere nehmen auch Gerbillinen gerne Sonnenbäder, deren Dauer — je nach Art — verschieden lang war. Auch hier zeigten sich sehr deutliche Unterschiede zwischen den mehr tagaktiven *Meriones*-Arten und den dunkelaktiven *Dipodillus dasyurus;* während sich *Meriones* gerne und lange einer Bestrahlung durch starke Lampen aussetzten, wichen *Dipodillus* der Wärme sehr bald aus, suchten Deckung und kamen erst wieder hervor, wenn die Strahlungsquelle ausgeschaltet war.

Meist ruhten die von mir beobachteten Tiere zwar tagsüber, schliefen aber nicht den ganzen Tag. Da sie zwischendurch Scharr- und Grabbewegungen zeigten oder am Nest bauten, möchte ich dieses Verhalten als *Bauaktivität* bezeichnen. Zwischen 12 und 13 Uhr schliefen aber alle Tiere. *D. dasyurus* und *G. pyramidum* zeigten im Durchschnitt 13 bis 14 Stunden Tagesruhe und ungefähr 8 Stunden Dunkelaktivität. Das erste Maximum lag bei *Dipodillus* $1^1/_2$ Stunden nach dem Erwachen; vor Mitternacht (23 bis 24 Uhr) war ein zweites Maximum feststellbar. Hingegen scheint das Hauptmaximum der dritte Spitzenwert darzustellen, der gegen 3 Uhr morgens erreicht wird und erst knapp mit der Morgendämmerung endet. In diesem Zeitraum fanden auch die meisten Kopulae statt. Ende und Beginn der nächtlichen Aktivitätsperiode setzten schlagartig ein (Abb. 1). Auch Störungsversuche durch Helligkeitsverminderung unter Tags oder intensive Beleuchtung während der Aktivitätszeit

unterbrechen diesen Rhythmus nicht und schränken ihn auch nicht ein. Im Sinne von ASCHOFF's Untersuchungen könnte man das Aktivitätsmuster von *Dipodillus* als Mischbigeminus bezeichnen, wobei hier aber — im Gegensatz zu jenem des Goldhamsters — die Spitzenwerte alle in die Dunkelperiode und damit in die Hauptaktivitätszeit fallen. *Meriones vinogradovi* konnte ich zum Unterschied von den Klein-Gerbillinen auch tagsüber außerhalb des Versteckes aktiv sehen; ihre Hauptaktivitätszeit begann aber — wie jene von *Dipodillus* — mit der Abenddämmerung.

In der nachstehenden Tabelle sind jene Gerbillinenarten angeführt, über deren Aktivität bereits Beobachtungen bzw. Untersuchungen vorliegen.

Tabelle 1

Art	Aktivität	Beobachter
Rhombomys opimus	tagaktiv	HEPTNER 1956
Psammomys obesus	tagaktiv	PETTER 1961
Meriones libycus	teilw. tagaktiv	PETTER 1961
Meriones vinogradovi	teilw. tagaktiv	PETTER 1961/ FIEDLER 1966
Meriones crassus	dunkelaktiv	PETTER 1961
Meriones tamariscinus	dunkelaktiv	PETTER 1961
Gerbillus pyramidum	dunkelaktiv	PETTER 1961/ FIEDLER 1966
Gerbillus (Dipodillus) dasyurus	dunkelaktiv	FIEDLER 1966

Ernährung

Nach PETTER neigen alle Gerbillinen zu omnivorer Ernährung. Die Bevorratung richtet sich nach den Vegetationszyklen. Dementsprechend unterscheidet der Autor die drei folgenden Gruppen:

Herbivore, wie *Psammomys obesus, Pachyuromys duprasi.* Die ballaststoffreiche aber sehr nährstoffarme Kost wird aufs äußerste ausgenützt. Die Tiere ernähren sich vorwiegend von Chenopodiaceen; *Pachyuromys* scheint aber so sehr auf diese Mangelernährung eingestellt zu sein, daß die Tiere bei nährstoffreicherer Fütterung an Diabetes erkranken können (MENDELSSOHN mündl. Mitt.). Bei den *Granivoren (Meriones shawi, M. tristrami, M. vinogradovi, M. persicus, Tatera indica)* besteht die Hauptnahrung neben Chenopodiaceen vorwiegend aus Leguminosen, Caryophyllaceen und Kompositen. Mitunter finden sie in der dichteren Vegetation der Halbwüsten und Steppen ihres Verbreitungsgebietes auch Früchte.

Omnivor innerhalb dieser Unterfamilie scheinen jene Formen zu sein, die vorwiegend in extrem trockenen Biotopen vorkommen. Wie schon erwähnt, ernähren sich *D. dasyurus* (siehe auch BUXTON 1955; HEINZ und NETTER 1954) vorwiegend von Insekten und Schnecken. Ähnlich dürfte sich auch der im reinen Felsenbiotop lebende *Sekeetamys caulurus* ernähren.

Die Zusammensetzung einer der Futterpflanzen der Gerbillinen *(Traganum nudatum)* zeigt, daß diese einen hohen Wassergehalt (zwischen 77,6 %—89 %) aufweist, viel Kalzium, geringe Phosphormengen, verhältnismäßig viel Proteine sowie viel Vitamin B_{12} enthält. Da der tägliche Nahrungsbedarf viel geringer ist als die täglich eingetragene Futtermenge, findet man in den Bauten sämtlicher Gerbillinen große Futtervorräte aus Samen, Fruchtständen und Blättern, die sie auch in Gefangenschaft eintragen.

Versuchsweise Fütterung von Halophyten *(Salicornia, Sueda, Atriplex, Artemisia)* aus dem Seewinkel (Neusiedler-See, Burgenland) wurde von allen Tieren, insbesondere aber von *Dipodillus* gerne gefressen. Da sich gerade Gerbillinen bis auf wenige Ausnahmen auf Mischfutter umstellen lassen, ist es ohne weiteres möglich, *Dipodillus* auch längere Zeit ohne tierische Nahrung zu halten; dies ist aber sicher nur ein Beweis der Anpassungsfähigkeit und Genügsamkeit dieser Art in bezug auf Ernährung.

Wasserhaushalt

In Anpassung an die Trockenheit des Biotopes sind Wüstentiere vielfach gezwungen, die sukkulenten Blätter von Pflanzen, die bis zu 89% freies Wasser enthalten können, für die Deckung ihres Flüssigkeitsbedarfes heranzuziehen. Einen nicht unerheblichen Teil ihres Wasserbedarfes decken die Tiere durch die Gewinnung von Oxydationswasser bei der Verbrennung von Kohlehydraten und Fett zu Wasser und CO_2 einerseits, andererseits durch die Rückresorption von Flüssigkeit aus dem Harn.

Die meisten Gerbillinen haben Fettdepots unter der Haut zwischen den Schulterblättern und am Bauch, die anscheinend hormonell bedingt, zweimal im Jahr abgebaut werden. *Meriones crassus* bekommen dann nach diesem plötzlichen Abmagern ein struppiges Fell und sehen Siebenschläfern in der ersten Zeit nach dem Winterschlaf ziemlich ähnlich (Herter 1956). Diese Vorgänge bleiben von der gebotenen Futtermenge weitgehend unbeeinflußt und sind im Frühjahr und Herbst zu beobachten.

Die Aufnahme von freiem Wasser in Form von Tau macht nur den geringsten Teil des Wasserbedarfes aus, wie auch Versuche in Gefangenschaft zeigten (Abb. 2). Dementsprechend ist auch ihr Verhalten größeren Wassermengen gegenüber dahingehend modifiziert, daß sie Wassergefäße, die man ins Terrarium stellt, zuschütten, aber nur in seltenen Fällen es lernen, aus einem Löffel oder einem kleinen Schälchen Wasser zu lecken.

Bemerkenswert ist, daß *Dipodillus dasyurus* wohl infolge eines gewissen Ionenmangels (bedingt durch einseitige Ernährung) Steinsalz lecken. Dabei scheint es sich um angeborenes Verhalten zu handeln, denn ich konnte beobachten, daß junge *Dipodillus,* denen ich noch keine Salzlecke im Käfig eingerichtet hatte, Steine und Felsen beknabberten und beleckten, obwohl ich zuvor reichlich Süßwasser aufgesprüht hatte, das die Tiere schon aufgeleckt hatten. Doch konnte ich aber sowohl *Dipodillus* als auch *Meriones* — die kein derartiges Bedürfnis nach Salz zeigten — unter Umständen monatelang ohne zusätzliches Aufsprühen von Trinkwasser halten, wenn genügend Körner und saftige Pflanzenkost vorhanden waren. Dies bestätigten auch die Untersuchungen von Stalmakova (1960), die trotz einseitiger Körnerernährung bei ihren Tieren *(Rhombomys opimus* und *Meriones erythrourus)* sogar eine Gewichtszunahme feststellte, da die Tiere dann ihren Wasserbedarf allein durch die Gewinnung von Oxydationswasser aus dem Fettabbau decken. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch Petter (1960) bei Versuchen mit *Psammomys obesus.*



Abb. 2. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus, Wassertropfen leckend

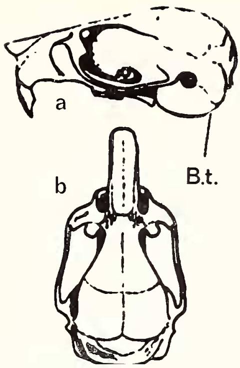


Abb. 3a und b. Deutliche Vergrößerung der Bullae tympani (B. t.) bei Gerbillinen. a: *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus mesopotamiae* (nach HARRISON 1956); b: Aufsicht auf den Schädel

Besondere Körpermerkmale

Von jenen Körpermerkmalen, die laut EISENBERG (1963) für eine Entwicklungstendenz im Hinblick auf die Anpassung an das Leben in Trockengebieten anzusehen sind, zeigen Gerbillinen die Tendenz zur Verkürzung der Vorderextremitäten, zur Verlängerung des Hinterfußes im Verhältnis zur Kopf-Rumpflänge und die Modifikation des Schwanzes zu einem Stütz- und Balanceorgan sowie Vergrößerung der Augen und der Bullae tympani *(M. tristrami)* (Abb. 3, 4a). Wie man dem Werk von TULLBERG (1899) entnehmen kann, zeigt der Darmtrakt bei Gerbillinen große Ähnlichkeit mit jenem der Hamster. Bei *Dipodillus* mündet ein langer dünder Oesophagus in einen Magen, der zwei Abschnitte erkennen läßt: im vorderen Abschnitt ist er mit einer dünnen Sekretschicht ausgekleidet, der nachfolgende Teil dürfte sehr drüsenreich sein (ŠEBEK 1960). Im Gegensatz zu *Psammomys obesus* ist der kurze Darm von *Dipodillus* nicht mit Blindsäcken ausgestattet (TULLBERG 1899).

Da der Bau der Nieren – zumindest nach vorläufigen makroanatomischen Untersuchungen (Abb. 14a) – im Prinzip jenem von *Citellus leucurus* zu gleichen scheint, liegt der Schluß nahe, daß bei den sehr ähnlichen Umweltbedingungen, unter denen beide leben, auch gleiche physiologische

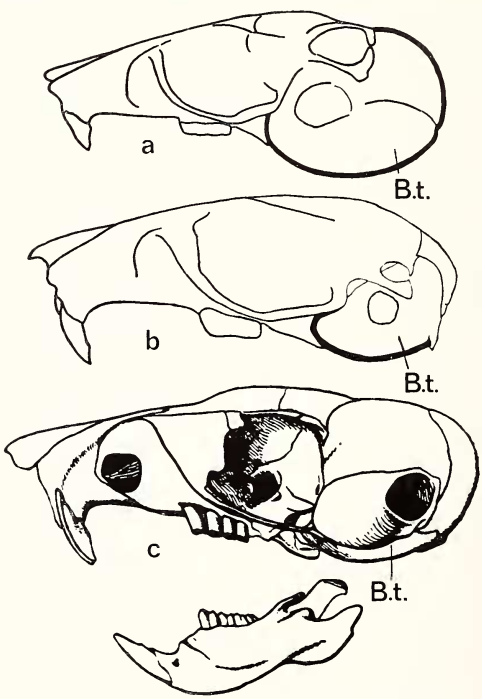


Abb. 4a–c. Vergleicht man die Schädelformen alt- und neuweltlicher Wüstennager, so fällt auf, daß beide Gruppen Formen entwickelt haben, die vergrößerte Bullae tympani (B. t.) zeigen. Diese sind bei *Meriones tristrami* (a) besonders auffällig, bei *Pachyuromys duprasi* (b) etwas schwächer ausgebildet; das gleiche Phänomen zeigen auch (c) *Heteromyiden* wie z. B. *Dipodomys merriami melanurus* (a und b aus PETTER 1961; c nach ELLERMAN aus GRASSÉ 1957)



Abb. 5 (links). Tendenz zur Verlängerung der Metatarsalia der hinteren Extremitäten bei Dipodiden (aus GRASSÉ 1957), verbunden mit teilweiser Reduktion der Zehen

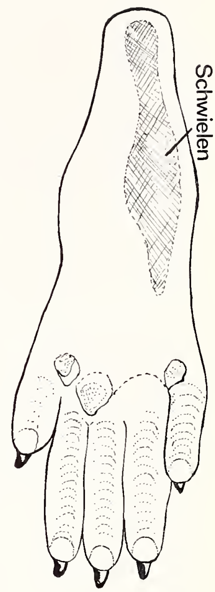


Abb. 6 (rechts). Ähnliche Tendenz bei Gerbillinen *(M. vinogradovi).* Hier ist die Verlängerung der Metatarsalia ebenfalls festzustellen, allerdings ohne Reduktion der Zehen. Dafür ist der im metatarsalen Bereich gelegene nackte Hautbereich bemerkenswert, unter dem sich ein Schwielenpolster befindet. (Zeichnung nach eigenem Präparat)

Mechanismen angenommen werden müssen. Vor allem fällt auf, daß die bei *Dipodillus* aus dem Nierenbecken eine lange Papille in den Harnleiter erstreckt (siehe auch Diskussion).

Gerbillinen zeigen auch verschiedene Anpassungstendenzen in bezug auf die Extremitäten. Während bei *Meriones* an den Hinterbeinen eine Verlängerung der Metatarsalia festzustellen ist (Abb. 5), die Zehen aber parallel und gerade stehen, zeigen *Dipodillus* als Felsenbewohner neben der noch auffälligeren Verlängerung der Mittelfußknochen eine verhältnismäßig große Beweglichkeit der Außenzehen, wodurch sie sich beim Klettern gut verspreizen können und selbst noch auf winzigen Felsvorsprüngen Halt finden. Obwohl Klettern bei *Dipodillus* eine angeborene Instinkthandlung ist, scheint doch der Schwanz in diesen Funktionskreis nicht mehr einbezogen zu sein. Er ist Balance- und Steuerorgan bei bipeder Fortbewegung und *Dipodillus* verwenden ihn daher auch beim Klettern nur in dieser Funktion. Wenn meine Tiere am Gitter des Käfigdeckels kopfüberhängend kletterten, preßten sie in dieser Lage den Schwanz henkelförmig gegen den Untergrund, also entgegen der Schwerkraft. Wie schon beim Kapitel Systematik erwähnt, bestehen in der Behaarung der Hautpartien auf den Fußsohlen artspezifische Unterschiede. Diese sind bei *Dipodillus* vollständig nackt und weisen zahlreiche Papillen auf, die sicher eine Hilfe beim Klettern darstellen; bei den meisten *Gerbillus-* und *Meriones-*Arten sind die gleichen Partien teilweise oder vollständig behaart (Abb. 6).

Als größtenteils subterran lebende Formen sind bei Gerbillinen Mund-, Nasen-, Augen- und Ohröffnungen gut verschließbar. Außerdem können die Tiere die Mundhöhle mit den Lippen sowohl vor als auch hinter den Incisiven verschließen. Die Nasenhaut kann mit Hilfe von Muskelzügen so über die Nasenöffnung gezogen werden, daß die Nasengänge von eindringendem Erdreich geschützt werden. Die Sklera der Augen ist gegen haftenbleibende Substratpartikel weitgehend unempfindlich, wie dies von vielen geophilen Nagern bekannt ist (FESTETICS 1965). Auch der Verschluß der Ohrmuscheln ist dieser Lebensweise angepaßt. Sie zeigen bei *Meriones vinogradovi*

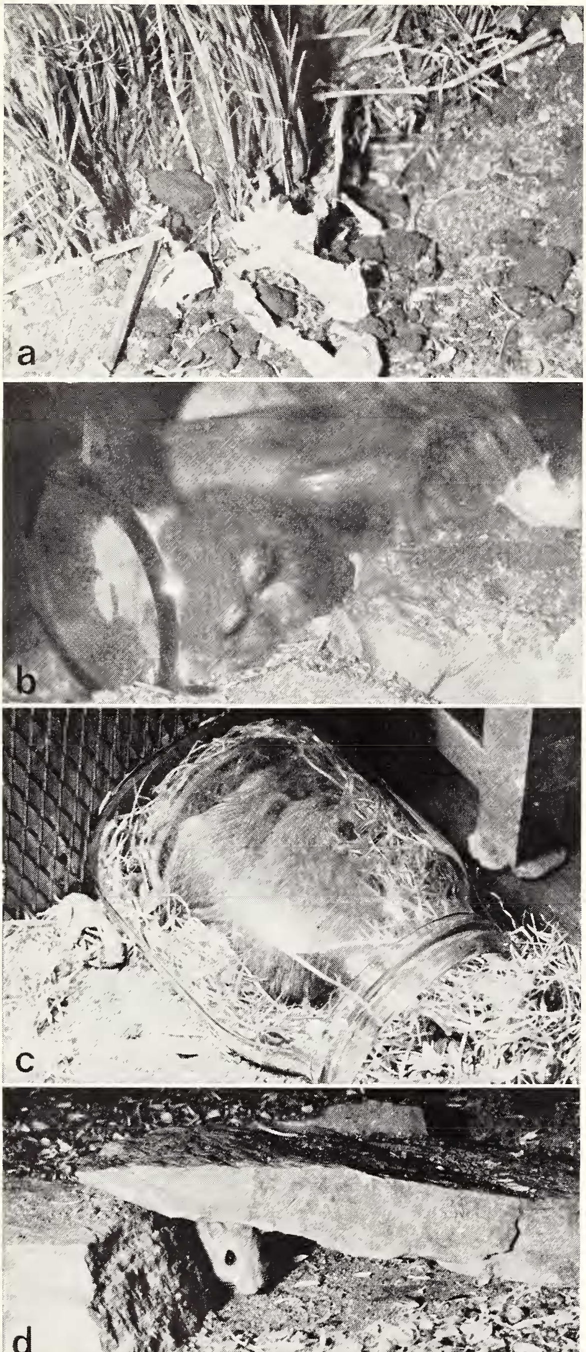


Abb. 7 a—d. Gerbillus (Dipodillus) dasyurus. Oberirdisches Versteck in einem Schilfbüschel (a); durchsichtiges Glas als Zufluchtsort (b); dessen Verwendung als *Nest* im Käfig (c); Versteck unter Felsplatten (d)

an der Außenseite einen kurzhaarigen Fellstreifen und sind am Rande mit feinen Haaren besetzt. Die Ohren können tütenförmig zusammengeklappt und anschließend eingerollt werden und damit den äußeren Gehörgang vollständig verschließen. *Dipodillus* hingegen können zwar auch die Ohrmuscheln in der beschriebenen Weise einrollen, es fehlt ihnen aber der Fellstreifen wie bei *Meriones vinogradovi.*

Bau und Territorium

Auch die Gerbillinen zeigen offensichtlich eine starre psychische Bindung an einen bestimmten Geländetypus (Hediger 1954; Petter 1960; Zahavi und Wahrmann 1957). So bevorzugen *Meriones* mehr oder weniger kompakten Untergrund, wie Steppenböden und Halbwüsten, kleine Gerbillinen hingegen meist sandiges Terrain, *Gerbillus campestris* und *Dipodillus dasyurus* graben ihre Bauten zwischen Steinen. In Israel findet man sie sowohl im Negev, als auch in Gebirgen bis über 2000 Meter (Sinai), wo sie zusammen mit *Acomys cahirinus* vorkommen (Nevo litt.). Als geophile Säugetiere legen die Gerbillinen ihre Bauten im Hinblick auf eine doppelte Funktion an: Als Grab- und Nestbauten, wobei die Nester innerhalb der Bauten sowohl Brut- als auch Schlafnester sind. Bei manchen *Meriones*arten werden allerdings auch getrennte Brut- und Schlafnester angelegt. Durch die klimatischen

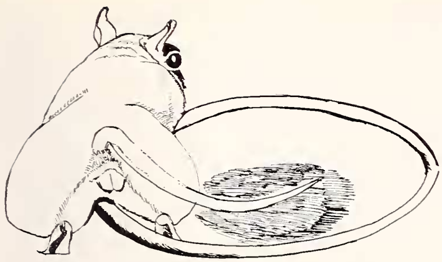
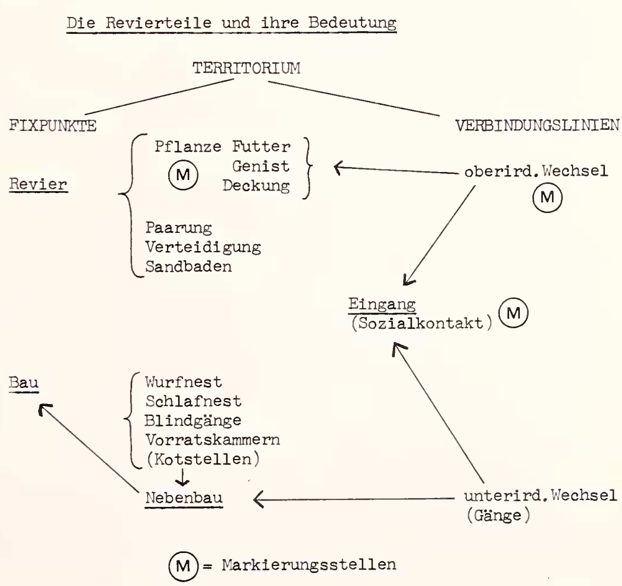


Abb. 8. Zeigt die typische Stellung eines Gerbillinen *(Meriones crassus ♂)* beim Markieren eines Objektes (Futterschüssel). Dabei wird das Drüsenfeld eng an die zu markierende Unterlage gepreßt und das Sekret beim langsamen Vorwärtsgehen darauf verstrichen. (Zeichnung nach eigenem Photo)

Verhältnisse bedingt, erfüllt der Bau aber auch viele Funktionen des Reviers. Seine Anlage erfolgt gleichzeitig mit der Reviergründung, wenn die Jungtiere das elterliche Revier verlassen und sich ein neues schaffen (Shillito 1962). Zunächst veranlassen Fluchtversuche (Sich-Drücken) und Spaltenappetenz (Thigmotaxis) die Jungen, Verstecke aufzusuchen oder fremde, verlassene Bauten, wie dies Petter (1960) bei Jungtieren von *Meriones crassus* beobachtet hat. In Gefangenschaft aufgezogene *Dipodillus*- und *Meriones*-Junge zeigten daher auch mit eintretender Geschlechtsreife eine Vorliebe dafür, an Felskanten, in Terrariumecken oder in Unterschlupfen stereotyp zu graben. Bei der Anlage des Baues wird zuerst eine einfache Röhre, an deren Ende sich eine blindsackartige Erweiterung befindet, angelegt (Abb. 11a). Dies entspricht dem einfachen Typus eines Gerbillinenbaues, der dann je nach Art verschiedenartig in typischer Weise ausgestaltet wird. Meist werden dann weitere Blindgänge in das Substrat vorgetrieben oder Vorratskammern bzw. Nestkammern angelegt. Die Gänge selbst verlaufen anfangs knapp unter der Oberfläche und führen dann in einem schräg abwärts gerichteten Gang zur Nestkammer, die bei den meisten Arten in 20 bis 70 cm Tiefe zu finden ist (Petter 1960). Um sich gegen plötzliche Klimaveränderungen zu schützen, verstopfen Gerbillinen die Eingänge zu ihren Bauten mit altem Nist- und Substratmaterial. Dieses angeborene Verhalten konnte ich auch in Gefangenschaft immer wieder beobachten, wenn, durch einen plötzlichen Temperatursturz ausgelöst, z. B. *Dipodillus dasyurus,* wie auch *Gerbillus pyramidum* ihre Wohngläser in den Terrarien auf diese Art von innen her verschlossen (Abb. 7b).

An der Oberfläche stellen Vegetationsbüschel nicht nur orientierungsmäßige Fixpunkte für den Bau dar (Abb. 7a), sondern dienen auch als Futterquelle und mit ihren trockenen oder abgestorbenen Teilen als Lieferanten für Nistmaterial (Buxton 1955).

Petter stellt in seiner umfassenden ökologischen Arbeit eine vorläufige Ordnung folgender Bautypen auf (Abb. 11): Der einfachste Typus ist der *Flachbau,* der im wesentlichen dem oben beschriebenen, angeborenen Schema entspricht. Am



einfachsten in Anlage und Ausgestaltung bleiben diese Bauten vorzugsweise bei solitär lebenden *Gerbillus*arten *(Gerbillus campestris, G. gerbillus, G. g. cheesmani* und *G. pyramidum).*

Bei *Dipodillus dasyurus* und vermutlich auch bei *Sekeetamys caulurus* kann man von *mit Felshöhlen kombinierten Flachbauten* sprechen.

Nach KIRCHSHOFER (1957) legt *Gerbillus nanus garamantis* neben Flachbauten noch *Dünenbauten* in zwei Etagen an, die im einfachsten Falle 1 bis 2 Galerien in den horizontal verlaufenen Etagengängen aufweisen. In der Tiefe befinden sich eine Nestkammer und ein blinder Gang, der knapp unter der Oberfläche endet und als Fluchtröhre oder Vorratsspeicher verwendet wird.

Rundbauten, wie sie *Psammomys obesus* und auch *Rhombomys opimus* anlegen, scheinen eine Erweiterung des Dünenbaues darzustellen.

Bei *Meriones-* und *Tatera-*Arten sind die Bauten komplizierter gestaltet. Durch die Tendenz dieser Arten, in Sippen- bzw. Familienkolonien zu leben, entstehen meist größere Gebilde, die durch Verschmelzung benachbarter Bauten entstehen können *(M. crassus, M. libycus, Rhombomys opimus).* Manche Arten wie *M. vinogradovi* legen auch in einiger Entfernung von der Hauptkolonie Nebenbauten an, die nach und nach durch Verbindungsgänge in das Hauptsystem einbezogen werden können. Diese Nebenbauten sind meistens nur ganz einfach angelegt und dienen den Koloniegliedern wahrscheinlich als zusätzliche Verstecke während ihrer Aktivitätszeit. Das Hauptsystem weist zahlreiche parallel laufende, gewundene Gänge auf, die teils in Blindschläuche und Vorratskammern münden, teils durch Vertikalschächte die Galerien verschiedener Etagen verbinden. Während solch komplizierte Bauten bei *Psammomys obesus* im Prinzip erweiterte Rund- bzw. Dünenbauten sind, haben die meisten *Meriones-*Arten ihre Bausysteme als erweiterte einfache Flachbauten angelegt.

Paßt sich der Bau und seine Ausgestaltung den ökologischen Verhältnissen an, so sind es vor allem ethologische Bedingungen, die ihm Heimcharakter verleihen. Sie gewähren in erster Linie *Sichtschutz* als Zuflucht und Versteck; Gänge und Blindschläuche ermöglichen das Ausweichen vor dem Verfolger und haben zugleich die Bedeutung *unterirdischer* Wechsel bei sozial lebenden Arten; Nebenkammern oder Nebenbauten sind als *Ausweichquartiere* anzusehen. *Vorratskammern* ermöglichen eine weitgehende Unabhängigkeit von den Futterstellen und sind zugleich selbst als solche anzusehen. Dabei ist das *Nest* unter allen Umständen der Ort größter Sicherheit und zugleich das Heim erster Ordnung. Bemerkenswerterweise zeigen Gerbillinen hier ein Verhalten, das auf eine Vernachlässigung des Sichtschutzes an einem solchen Ort optimaler Geborgenheit schließen läßt. Versuchsweise bot ich meinen Tieren *(Meriones-*Arten, *Dipodillus)* neben verschiedenen anderen Möglichkeiten auch vollkommen durchsichtige Marmeladegläser als Versteck an. Viele von ihnen bevorzugten trotz ihrer Lichtdurchlässigkeit die Glasverstecke, vermutlich weil ihnen der körperliche Kontakt mit einer festen glatten Wandung genügend Sicherheit in einer an und für sich ungefährdeten Situation bot. Auf den Aktivitätsrhythmus hatten diese ungewöhnlichen „Nisthöhlen“ keinen Einfluß. Bei der Wahlmöglichkeit zwischen solchen lichtdurchlässigen und dunklen Verstecken war für die Wahl des Ortes nicht dessen Lichtschutz maßgebend, sondern ausschließlich die besseren thigmotaktischen Verhältnisse. Daher möchte ich annehmen, daß — da *Meriones vinogradovi* z. B. in solchen Gläsern sogar ihre Jungen aufzogen — diese Tiere sich im gesicherten Bau (hier mit dem Terrarium gleichzusetzen) bei der Wahl einer Nistkammer ausschließlich von taktilen Reizen leiten lassen (Abb. 7b).

Von den Eingangslöchern führen *oberirdische Wechsel* zu bestimmten Verbindungspunkten, den Standorten von Pflanzen, die auch markiert werden (PETTER 1960). Die Tendenz, bestimmte Wechsel einzuhalten, zeigten Gerbillinen auch im Terrarium. Dabei wurden exponierte Fixpunkte (Felsplatten, Eingänge zu Verstecken, Futterschüs-



Abb. 9. Habitus von *Dipodomys spectabilis*

seln — Abb. 7d) vom Revierbesitzer immer wieder markiert, bis sich an diesen Stellen dunkle Sekretkrusten abgelagert hatten (Abb. 8). Da der Duft des eingetrockneten Sekretes noch monatelang z. B. auf *Meriones*-Männchen erregend wirkte und diese ihrerseits wieder zum Markieren veranlaßte, dürfte es sich wohl um eine Dauerwirkung handeln. Bei stark solitär lebenden Formen, wie *Dipodillus dasyurus,* ist die starke Untergliederung des Geheges besonders wichtig. Es muß möglichst viele Verstecke bieten, die es den anfangs einander fremden Tieren erleichtern, sich zuerst geruchlich aneinander zu gewöhnen, ehe sie sich aus ihrer Deckung hervorwagen, um nach und nach zuerst in Sichtkontakt und später in körperliche Berührung zu kommen. Ist das nicht der Fall — haben beide Tiere also so gut wie keine Rückzugsmöglichkeit — dann kommt es innerhalb kürzester Zeit — auch während der Fortpflanzungsperiode — zu heftigen Beißkämpfen; ist aber genügend Rückzugsgelände mit Sichtschutz vorhanden, dann kann man Pärchen auch für längere Zeit zusammengewöhnen. Dies entspricht dem von Hediger (1949) entdeckten Prinzip, daß Raumqualität vor Raumquantität geht.

Ursprünglicherweise dürften dem oberirdischen Territoriumsanteil neben Futterbeschaffung Revierkämpfe, Balz- und Paarungsverhalten vorbehalten bleiben. Auch in Gefangenschaft sah ich Gerbillinen nie in ihren Nestern miteinander kämpfen oder kopulieren. Es wäre aber durchaus möglich, daß bei den sozial lebenden Arten sich ein großer Teil ihres Zusammenlebens unterirdisch abspielt.

So weisen Bau und Territorium der Gerbillinen alle wesentlichen Merkmale eines Säugetierterritoriums auf: *Fixpunkte,* wie Heim- und Freßstellen, sowie unter- und oberirdische *Wechsel* als Verbindungslinien.

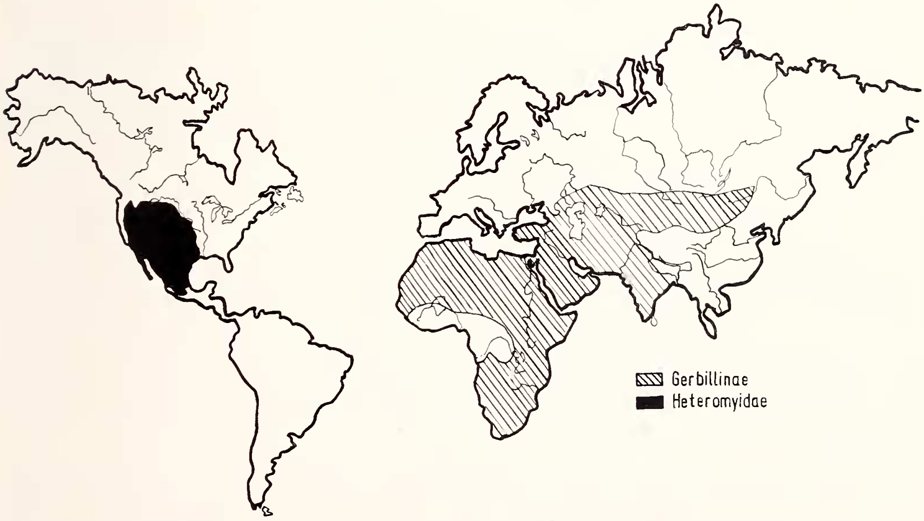
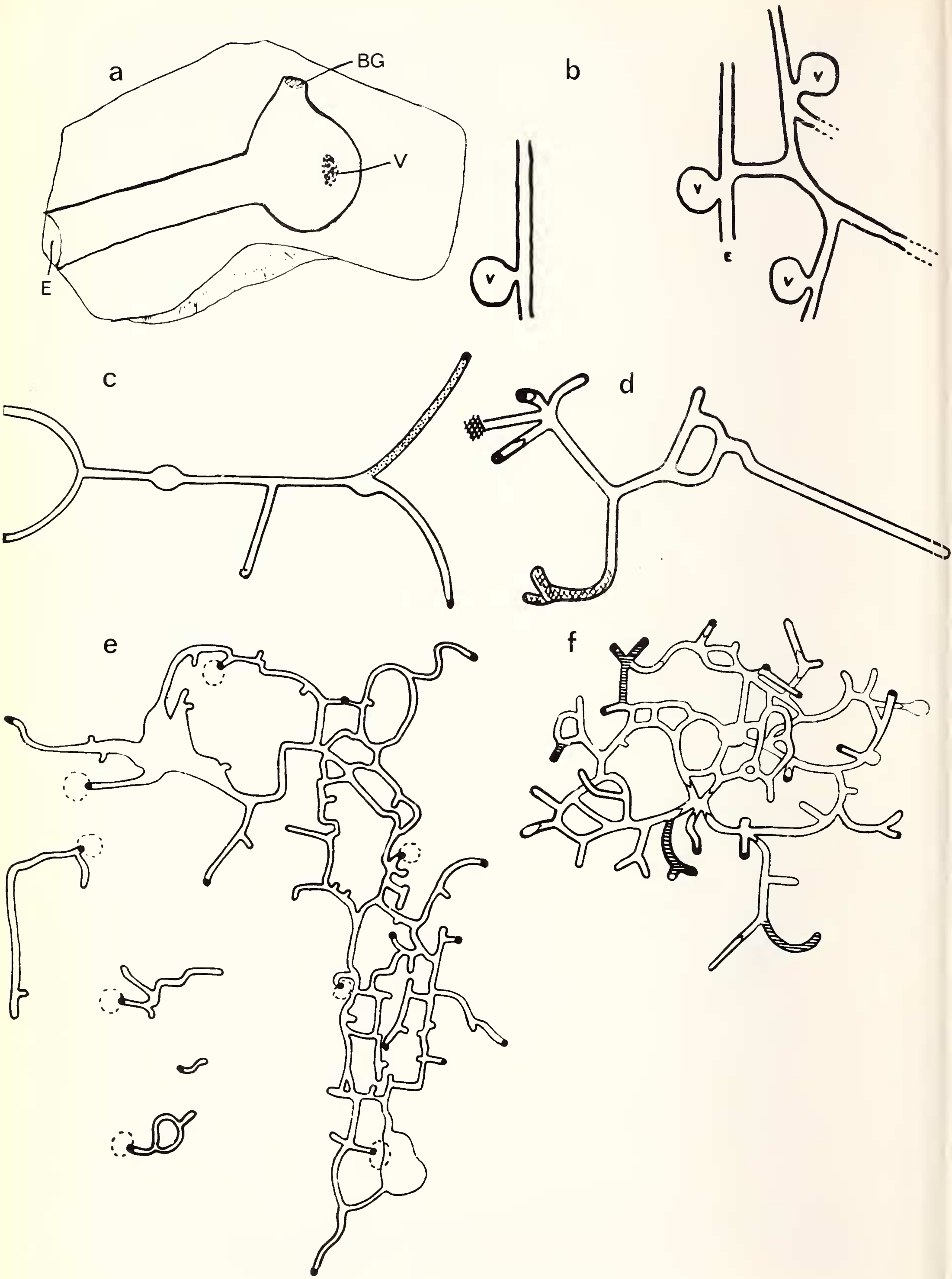


Abb. 10. Karte mit eingezeichneten Verbreitungsgebieten zweier konvergenter Nagetierformen aus Trockengebieten (nach Angaben aus Ellerman und Morrison-Scott 1950; Petter 1962; Eisenberg 1963 u. a.). Schraffur = Verbreitung der altweltlichen Gerbillinen; schwarze Fläche = Verbreitung aller neuweltlichen Heteromyiden


a
BG
V
E
b
v
v
v
v
ε
c
d
e
f

Diskussion der Konvergenzerscheinungen bei Nagetieren nordamerikanischer und eurasiatischer Trockengebiete

Innerhalb der Ordnung der Nagetiere haben verschiedene Familien Formen ausgebildet, die an das Leben in trockenen Gebieten angepaßt sind, wie die verschiedenen Vertreter der Sciuridae, Muridae, Cricetidae und Microtidae; Dipodidae (Abb. 9), Heteromydae, Pedetidae und Ctenodactylidae sind Formen, die überwiegend oder fast ausschließlich in ariden Gebieten vorkommen. Bis zu welchem Ausmaße Anpassungserscheinungen ausgebildet worden sind, läßt sich hier vielleicht am besten durch den Vergleich zwischen Gerbillinen und Heteromyiden zeigen, zwei Unterfamilien, die weder ökologisch miteinander konkurrieren, noch unmittelbar miteinander verwandt sind. Heteromyiden gehören zur Unterordnung der Sciuromorpha und sind ausschließlich auf Nordamerika beschränkt, Gerbillinen zur Unterordnung der Myomorpha und finden sich nur in Afrika und Eurasien. Beide sind in ihrer Verbreitung fast ausschließlich auf Trockengebiete beschränkt und besetzten in ähnlicher Art und Weise die ökologischen Nischen ihrer Verbreitungsgebiete (Abb. 10). Laut Eisenberg (1963) sind bei den Kängeruhratten und ihren unmittelbaren Verwandten nur zwei

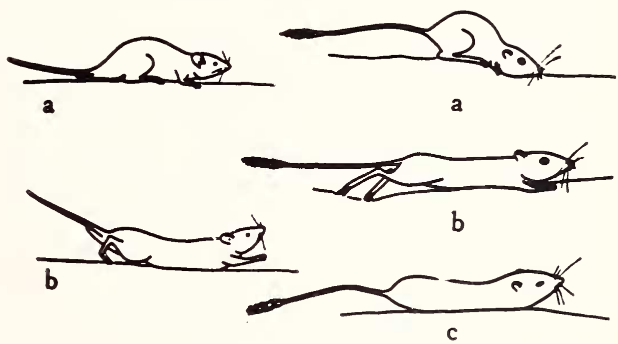


Abb. 12 a—c. Zeigt das *sandbathing behaviour* bei Heteromyiden, eine dem Markieren der Gerbillinen analoge Verhaltensweise. Die zu markierende Stelle wird hier mit dem zwischen den Schultern liegenden Drüsenfeld markiert (nach Eisenberg 1963)

Formen zu finden, nämlich *Heteromys* und *Liomys,* die noch in feuchten Zonen der montanen Regenwälder in den südlichen Teilen Nordamerikas bzw. in den feuchten Bereichen der Küstengebiete Mexikos vorkommen. Der Großteil der Arten hat sich mit zunehmender Austrocknung weiter Gebiete Nordamerikas während des Pliozäns an das Leben in trockenen Räumen angepaßt. Bei den Gerbillinen läßt sich — auch unter Berücksichtigung paläontologischer Daten — eine ähnliche Entwicklung nicht mit Sicherheit nachweisen. Im paläarktischen Bereich entsprechen die Entwicklungen in Richtung auf Trockenanpassung bei den Dipodoidea — von denen *Alactaga* beispielsweise auch noch in feuchten Regionen zu finden ist — einer ähnlichen Entwicklungsrichtung wie bei den Känguruhratten. Ebenso scheint dies bei den Muriden Australiens der Fall zu sein (Walker 1964).

Von den anatomischen Merkmalen erwähnt Eisenberg als hervorstechendstes Kennzeichen die Tendenz zur Ausbildung bipeder Formen. Ähnlich wie bei den Heteromyiden konnte auch Ognev (1959) eine allmähliche Reduktion der lateralen

Abb. 11 a–f (s. S. 34). Die Bauanlagen der Gerbillinen spiegeln deren Sozialverhalten wider. Einfache Bauten bei solitär lebenden Formen und komplexe Gebilde (Gemeinschaftsbauten) bei den sozial lebenden Formen. a: Bau von *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus* (Photo nach eigener Zeichnung); b: Bau von *Gerbillus nanus* (aus Kirchshofer 1956); c: Bau von *Gerbillus g. cheesmani* (aus Petter 1961); d: Bau von *Gerbillus pyramidum* (aus Petter 1961); e: Bau von *Meriones vinogradovi* (aus Petter 1961, verändert); f: Bau von *Meriones crassus* (aus Petter 1961, verändert); E = Eingang; BG = Blindgang; V = Vorratsteil

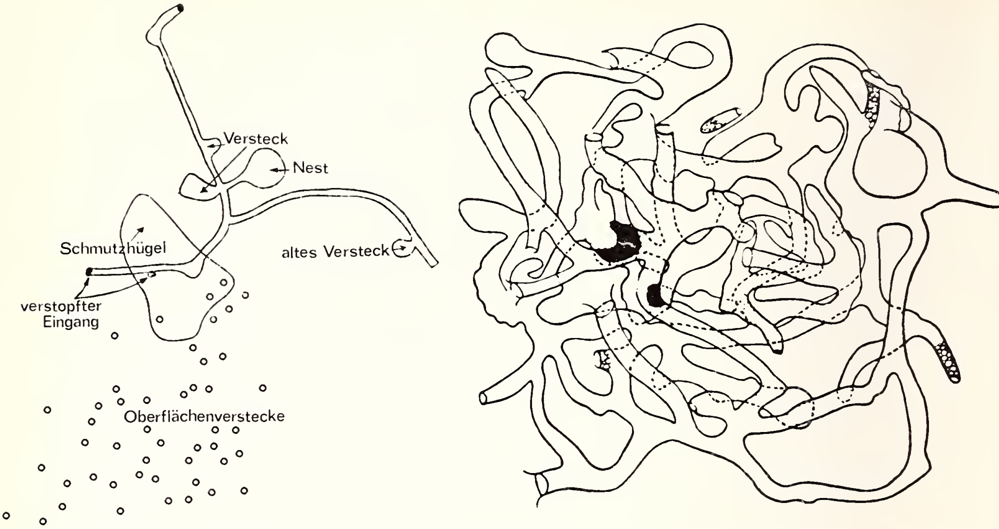


Abb. 13a und b. Auch die Heteromyiden zeigen ähnliche Tendenzen bei der Ausgestaltung ihrer Bauten wie die Gerbillinen. a (links): Bau der Santa-Cruz-Kängeruh-Ratte (aus Eisenberg 1963); b (rechts): Bau von *Dipodomys merriami melanurus* (aus Grassé 1957)

Zehen bei gleichzeitiger Verschmelzung der Metatarsalia innerhalb der Gruppe der Dipodiden feststellen (Abb. 6). Die Behaarung der Fußsohlen dient als Gleitschutz, wie sie in extremer Ausbildung dann auch Ctenodactyliden und Pedetiden zeigen. Bei den Gerbillinen wurde die unterschiedliche Behaarung bzw. das völlige Fehlen einer solchen bei *Dipodillus* und *Sekeetamys* bereits eingehend diskutiert; diese fehlt bei *Tatera* und *Taterillus* und wird bei *Dipodillus* auch während der Jugendentwicklung nicht angelegt. Daß diese Entwicklung mit der Lebensweise eng zusammenhängt, steht außer Zweifel, da die nackten und papillenreichen Fußsohlen auf glatter Unterlage, wie z. B. auf Felsen, leichter Halt finden, im Gegensatz zur Gleitschutzfunktion, die die Fußsohlenbehaarung zweifellos bei vorwiegend auf Sand lebenden Formen hat. Reduktion der Vorderbeine, die bei Dipodomyiden sichtlich weiter fortgeschritten ist als bei Gerbillinen, und die Verwendung des Schwanzes als Steuer- und Balanceorgan sind weitere Kennzeichen einer solchen Anpassung. Bei Dipodiden und Dipodomyiden kann man außerdem noch die Verschmelzung der Halswirbel nachweisen. Besondere abdichtende Verschlußmechanismen für die Sinnesorgane im Kopfbereich sind allgemein als Schutz gegen feine Substratpartikel zu werten, andererseits und im besonderen als Anpassung an die geophile Lebensweise zu verstehen, wie sie in extremer Ausbildung dann bei vollständig subterran lebenden Formen, wie z. B. *Spalax leucodon* (den Lippenverschluß hinter den Incisiven) und in extremster

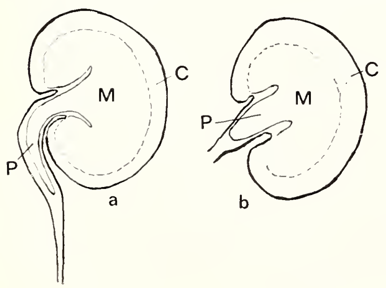


Abb. 14a und b: Als physiologische Anpassungserscheinung kann man die besondere Ausbildung der Papille des Nierenbeckens ansehen, die sich bei Nagetieren, die unter extrem trockenen Bedingungen leben, findet. a zeigt diese Erscheinung bei *Dipodillus dasyurus,* b beim nordamerikanischen *Citellus leucurus* (nach MacMillen 1956). Auch hier dürfte es sich um eine Konvergenzerscheinung handeln, wie sie bei Nagetieren extremer Trockengebiete auch in anderen Bereichen zu finden ist. P = Papille; M = Medulla; C = Cortex

Form bei den Bathyergiden (Bildung einer „sekundären Oberlippe" als Nasen-Mundverschluß) zu finden sind.

Die Besetzung ökologischer Nischen durch die einzelnen Arten zeigt eine verblüffende Parallele zwischen Heteromyiden und Gerbillinen. Es finden sich bei beiden sowohl euryöke als auch mehr oder weniger spezialisierte Formen, die vom tropischen Regenwald *(Heteromys, Liomys)* über offenes Grasland bzw. Steppe *(Perognathus)* in Gebiete mit schütterer Vegetation (*Microdipodops*, viele *Meriones*-Arten, *Rhombomys)* bis zur Anpassung an Wüstengebiete *(Dipodomys, Gerbillus*-Arten, *Psammomys, Pachyuromys, Tatera* und *Taterillus*) reichen. Sandig-steinige Areale haben Heteromyiden nicht besiedelt; diesen Lebensraum haben sich anscheinend nur Gerbillinen (*Gerbillus campestris, Dipodillus dasyurus* und *Sekeetamys caulurus*) erobert.

Physiologische Anpassungserscheinungen, wie Anlage von Fettdepots, zeigen bei den Heteromyiden unter anderem *Microdipodops* im Schwanz, bei den Dipodiden *Salpingotus* (Ognev), sowie *Pachyuromys* bei den Gerbillinen. Auffallende Ähnlichkeit im Bau der Nieren bei *Dipodillus dasyurus* und beim nordamerikanischen *Citellus leucurus* stehen höchstwahrscheinlich in engem Zusammenhang mit der Notwendigkeit zur extremen Ausnützung körpereigener Flüssigkeit, wie auch auf Grund der Untersuchungen von Schmidt-Nielsen bei den Heteromyiden (Abb. 14 a, b) deutlich wird.

Als Konvergenzerscheinung ist auch die Besetzung des Penis mit zahlreichen kleinen Hornstacheln anzusehen, wie sie einerseits Gerbillinen *(Dipodillus)* andererseits Dipodiden zeigen (siehe auch Hershkovitz 1966).

Sowohl Heteromyiden wie Gerbillinen haben Markierungsdrüsen — allerdings an verschiedenen Körperstellen: die Markierungsdrüse der Heteromyiden zwischen den Schulterblättern entspricht in ihrer Funktion dem mesoventral gelegenen Drüsenfeld bei Gerbillinen. Bei letzteren könnte es sich durchaus um ein cricetomorphes Merkmal handeln, da Vrtis (1932) ein Umbilicalorgan beim europäischen Hamster beschreibt; eine analoge Bildung fanden Quay und Tomich (1963) bei der Hawai-Ratte *(Rattus exulans)*. Im Zusammenhang damit haben Kängeruhratten ein spezielles Markierungsverhalten, das „sandbathing behaviour" entwickelt (Abb. 12).

Tabelle 2

Drüsentypus	Art	Geschlechter ♂	Geschlechter ♀
Nabelorgan	*Criceteus cricetus*	+	+
Medioventrales Drüsenfeld	*Meriones vinogradovi*	+	+
	Meriones crassus	+	+
	Meriones tamariscinus	+	?
	Gerbillus pyramidum	+	—
	G. (Dipodillus) dasyurus	+	—
	Rattus exulans	+	+
„Nackendrüse"	*Dipodomys spectabilis*	+	+
	(sowie andere Heteromyiden)	+	?

In ihrem Gesamtverhalten zeigen beide Gruppen weitgehende Übereinstimmung mit dem allgemeinen Nagetierschema (Eibl-Eibesfeldt 1957). Solitär lebende Formen beider Gruppen haben „Höhlengesichter" und zeigen in ähnlicher Ausbildung weiße Flecke im Kopfbereich als Kontaktpunkte.

Artspezifisch unterschiedliches Trommeln als Verständigungsmittel ist bei beiden Familien zu beobachten. Heteromyiden *(Dipodomys)* trommeln sowohl innerhalb als

auch außerhalb ihrer Bauten; außerdem zeigen sie noch das Zähnewetzen, welches Eibl-Eibesfeldt (1951 b) von *Meriones persicus* beschreibt, das ich selbst aber bei den von mir beobachteten Gerbillinen niemals feststellen konnte.

Die Begegnung zwischen den Tieren einer Art verläuft bei beiden Familien nach ziemlich ähnlichen Regeln, nur daß Heteromyiden „head-over-head-under" zeigen, sich also zuerst an den Stirnplatten beriechen, während Gerbillinen den Wangengruß entwickelt haben. Die aufrechte Stellung bedeutet bei beiden ebenso Aufmerksamkeit wie Kampfbereitschaft. Zeigen die Heteromyiden zu Beginn des Kampfes auch wie die Gerbillinen das *Kreiseln,* so sind im weiteren Verlauf des Kampfes bei den beiden Formen verschiedene Riten ausgebildet worden; bei Heteromyiden das gegenseitige Treten und Anspringen, bei den Gerbillinen der Boxkampf, bei *Meriones* und weiters bei *Dipollidus* das Walzertanzen. Zur Verteidigung verwenden sowohl Heteromyiden wie auch Gerbillinen das Sandausschleudern, doch haben Gerbillinen darüber hinaus (insbesondere *Meriones)* aus einem ursprünglichen Übersprungsverhalten das Graben zu einer vollständig ritualisierten Handlung — dem Drohgraben — entwickelt.

Ist die Mehrzahl der Heteromyiden als solitär lebend anzusprechen, so sind dennoch die als ursprünglich anzusehenden Genera *Heteromys (H. goldmanni, H. lepturus)* und *Liomys (L. pictus)* sozial lebende Formen. Bei Gerbillinen verhält es sich gerade umgekehrt: die als ursprünglicher zu wertenden *Gerbillus*-Arten sind teilweise solitär lebende Formen, die meisten Arten aus der *Meriones*-Verwandtschaft hingegen leben sozial; *Dipodillus dasyurus* ist — vermutlich bedingt durch die extreme Kargheit seines Biotyps — zu einer extrem solitär lebenden Form geworden.

Bei Heteromyiden beschränkt sich daher das Zusammenleben nur auf die kurze Zeit der Paarung und Jungenaufzucht, ähnlich wie bei den solitären *Dipodillus;* dementsprechend zeigen die Arten beider Unterfamilien im großen und ganzen dieselben Verhaltensweisen bei der Jungenaufzucht.

Bauanlagen von Heteromyiden und Gerbillinen sind wohl prinzipiell von den örtlichen Wohnverhältnissen abhängig, doch scheinen Heteromyidenbauten nicht jenen Grad komplizierter Ausgestaltung zu erreichen, wie dies bei den Bauten von *Rhombomys opimus* oder *Meriones crassus* der Fall ist. Ausgangspunkt ihrer Bausysteme sind meist geschützte bewachsene Stellen; das Grundkonzept der Anlage mit Einschlupfröhre, Wohnkessel, Nest- und Fluchtröhre ist ziemlich ähnlich; allerdings zeigen sich Unterschiede in der Art der Bevorratung: während alle Gerbillinen ihre Vorräte im Bau unterbringen, errichten manche Heteromyiden außerhalb des Baues Futterdepots, die nicht bewohnt werden, von denen sie nach und nach Nahrung in den Bau eintragen (Abb. 11 und 13).

Die territorialen Verhältnisse sind bei beiden Gruppen ähnlich gestaltet, nur hat Eisenberg festgestellt, daß bei den Heteromyiden die Männchen ein größeres Territorium als die Weibchen haben und auf neutralem Gebiet auch aggressiver als diese sind. Als Reviermarkierung könnte man die Sandbadeplätze der Heteromyiden mit den Markierungsstellen der Gerbillinen gleichsetzen.

Versteht man die hier besprochenen konvergenten Merkmale als Anpassungserscheinungen an die Lebensbedingungen eines extremen Biotops, so scheint die Folgerung naheliegend, daß die Konvergenzerscheinungen in anatomischer und physiologischer Hinsicht ebenso naheliegend sind wie jene von Verhaltensweisen.

Zusammenfassung

Der zweite Teil der Arbeit behandelt vorwiegend die ökologischen Aspekte des Verhaltens, und im Anschluß daran werden die Konvergenzerscheinungen bei Nagetieren nordamerikanischer und eurasiatischer Trockengebiete diskutiert.

Aktivität, Ernährung, Wasserhaushalt, aber auch besondere Körpermerkmale sowie Bau und Territorium muß man im großen und ganzen unter dem Aspekt spezieller Anpassung

an die extremen Lebensbedingungen der Wüste betrachten. Gerbillinen kann man im allgemeinen als dämmerungsaktive, geophile, omnivor bis granivor sich ernährende Nager bezeichnen, die über physiologische Mechanismen zur äußersten Ausnützung des Feuchtigkeitsgehaltes ihrer Nahrung verfügen, wie z. B. Fettdepots unter der Haut, die im Frühjahr und im Herbst — vermutlich unter hormonalem Einfluß — abgebaut werden. Der anatomische Bau der Nieren läßt bei oberflächlicher Betrachtung (Flachschnitte) auffallende Ähnlichkeit mit jenem von *Citellus leucurus,* einem in nordamerikanischen Trockengebieten lebenden Erdhörnchen, erkennen. Auffallend dabei ist ein besonders weit in den Harnleiter hineinreichender Teil der inneren Auskleidung des Nierenbeckens. Überhaupt scheint *Dipodillus* eine besonders spezialisierte Form darzustellen; aus noch nicht ganz geklärter Ursache zeigen die Tiere eine Vorliebe dafür, Steinsalz zu lecken, und sind vorwiegend Insektenfresser. Das Beuteverhalten dazu ist angeboren.

Anatomische Besonderheiten bei Gerbillinen sind ferner die

— Tendenz zur Vergrößerung der Bullae tympani
— zur Verlängerung der Metatarsalia,
— die unterschiedlich dichte Behaarung der Fußsohlen an den Hinterbeinen, die außerdem ein wichtiges Hilfsmittel zur Bestimmung lebender Tiere ist.
— *Dipodillus* können außerdem die 5. Zehe beim Klettern abspreizen.

Bauanlagen sind bei Gerbillinen sowohl ein Abbild der arteigenen Sozialstruktur als auch Spiegelbild der spezifisch ökologischen Verhältnisse. Solitär lebende Formen wie *Gerbillus* und *Dipodillus* legen ihre Bauten nach einem einfachen Grundschema an, komplizierte Bausysteme findet man bei sozial lebenden Arten *(Meriones, Rhombomys).* Im Versuch erweist sich für die Geborgenheit im Nest die Thigmotaxis wichtiger als der Lichtschutz.

Bei der Diskussion der Anpassungserscheinungen in anatomischer, physiologischer und ethologischer Hinsicht ergeben sich auffallende Konvergenzen zu den Heteromyiden Nordamerikas einerseits sowie zu Nagern verschiedener Gruppen aus den eurasiatischen Trockengebieten andererseits, die hier zum Vergleich herangezogen werden. Das gleiche gilt auch in bezug auf Bau und Territorium.

Das Vorhandensein eines medioventral gelegenen Duftdrüsenfeldes bei allen hier beobachteten Gerbillinen-Arten dürfte ein signifikantes Merkmal der gesamten Unterfamilie sein; auf Grund seiner Lage kann man vermuten, daß es sehr wahrscheinlich dem Umbilicalorgan der Hamster *(Cricetus cricetus)* gleichzusetzen ist und demnach als cricetomorphes Merkmal zu bezeichnen wäre.

Summary

Observations on the biology of some Gerbillinae (Jirds), especially of Gerbillus (Dipodillus) dasyurus (Myomorpha, Rodentia), in captivity. II. Ecology

Part II of this paper deals with the ecological aspects of the Gerbils' behaviour. Afterwards the convergences between Gerbils and cangaroo rats *(Heteromys)* of North America as well as rodents from eurasiatic dry regions are discussed.

Activity, nutrition, water balance and special anatomical features as well as the burrows and territories must be regarded largely under the aspect of the living conditions in the desert.

Gerbils in general have been proved as rodents with activity during dawn or parts of the night, as geophile, and omnivor or granivor in nutrition. They have some physiological mechanisms to utilize fully the water resources in their food, especially fat deposits between the shoulders under the skin, which are reduced in spring and autumn — probably under hormonal influence. The anatomic shape of kidneys shows a noticable similiarity to that of *Citellus leucurus,* a ground squirrel of north american semidesert regions, especially concerning an extremely long part of the renal pelvis region reaching into the ureter.

Dipodillus in general must be regarded a highly specialized form due to its physiological adaption including a special liking for licking stone salt.

Anatomical pecularities found in Gerbils are:

— a tendency for enlargement of the bullae tympani
— elongation of the metatarsalia
— variable dense pilation of the hind feet which is also an important mark for identification of living animals;
— *Dipodillus* which show an hereditary climbing behaviour are able to spred their fifth toe aside.

The burrows of gerbils are a reflection of their intraspecific social structure as well as of their living conditions. Solitary forms (*Dipodillus*) dig their burrows after a simple schedule; more complex burrow systems will be found in social living species as in *Meriones* or *Rhombomys.* Experimentally thigmotaxis within the nest is of higher value than light protection.